

aussi au sous-règne des Adiodées. C'est pourquoi je préfère les deux autres, que, depuis plusieurs années, j'emploie couramment dans mon enseignement au Muséum ⁽¹⁾.

DE LA VARIATION DE STRUCTURE EXISTANT À L'ÉTAT NORMAL
ENTRE LES RACINES ET LES RADIGELLES DE LA MARSILIE (MARSILIA),

PAR M. G. CHAUVEAUD.

DE LA RACINE.

La racine des Marsiliacées procède, comme on sait ⁽²⁾, d'une cellule initiale qui détache parallèlement à toutes ses faces des segments successifs. Les trois segments internes se partagent, tout d'abord, par une cloison longitudinale un peu oblique en deux parties inégales, de façon à donner en coupe transversale six secteurs, dont trois plus petits (*s*, *s*, *s*, fig. 1) alternent régulièrement avec les trois autres (*S*, *S*, *S*). Chacun de ces six secteurs se divise par une première cloison tangentielle qui sépare l'écorce externe, puis par une seconde cloison tangentielle qui sépare l'écorce interne et la stèle, comme cela a lieu dans les Fougères.

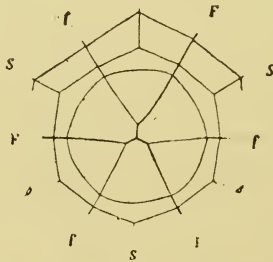


Fig. 1. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Première phase du développement.

F. Cloison primitive. — *f*. Cloison longitudinale divisant chaque segment en un grand secteur *S* et un petit secteur *s*.

Nous laisserons de côté la coiffe et l'écorce dont le développement est bien

⁽¹⁾ Voir aussi l'article intitulé : Spores, diodes et tomies (*Journal de Botanique*, XIII, p. 130, 1899).

⁽²⁾ C. NÉGELI et H. LEITGEB, Entstehung und Wachstum der Wurzeln (*Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, 1864, p. 114).

connu ⁽¹⁾, pour nous occuper exclusivement de la stèle, et en particulier du mode de formation des tubes criblés qui est inexactement décrit dans le mémoire d'ailleurs si remarquable de Russow ⁽²⁾. Nous choisirons pour exemple *Marsilia Drummondii*, mais nous avons trouvé les mêmes résultats dans *M. macropus*.

Il se fait dans chaque secteur une cloison tangentielle (*c*, fig. 2) séparant vers l'extérieur une région que nous appellerons région externe, puis une seconde cloison tangentielle (*d*, fig. 2), en dedans de la première, séparant une région moyenne et une région interne. Cette seconde cloison tangentielle ne se forme d'abord que dans les trois grands secteurs (S, S, S), mais un peu plus tard elle apparaît (*d*, fig. 3) dans l'un des petits secteurs (*s*), qui se présente alors subdivisé en trois régions, tandis que les deux autres petits secteurs sont subdivisés seulement en une région externe et une région moyenne. A partir de ce moment, on peut prédire le sort réservé à chaque secteur.

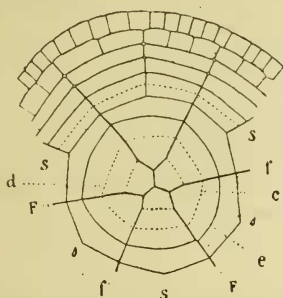


Fig. 2. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Deuxième phase ⁽³⁾.

- e.* Cloison tangentielle séparant la stèle et l'écorce. — *c.* Seconde cloison tangentielle séparant la région externe de la stèle. — *d.* Troisième cloison séparant la région moyenne et la région interne.

Afin de comparer plus aisément les coupes successives que nous devons étudier, et pour faciliter la description, nous allons orienter toutes les coupes de la même manière, en les plaçant de telle façon que le petit secteur, subdivisé en trois régions, occupe la partie médiane supérieure de la figure. Ce secteur paraît désormais semblable au grand secteur qui lui est diamétralement opposé, mais on le distingue à ce caractère, qu'il est inter-

⁽¹⁾ PH. VAN TIEGHEM et DOULIOT, Recherches sur l'origine des membres endogènes (*Ann. des Scienc. nat.*, 7^e série, VIII, 1888, fig. 574, pl. 39).

⁽²⁾ Ed. Russow, Vergleichende Untersuchungen, *Mémoires de l'Acad. Imp. des Sc. de Saint-Petersbourg*.

⁽³⁾ Les cloisons indiquées en pointillé sont les cloisons qui ont pris naissance depuis la phase précédente.

calé entre deux grands secteurs réunis en dedans de lui, tandis que son opposé est intercalé entre deux petits secteurs qui n'atteignent pas le centre de la stèle.

Ce petit secteur devient, pour nous, le petit secteur supérieur; son opposé est le grand secteur inférieur, tous deux étant médians, car ils sont partagés en deux parties égales par le diamètre vertical de la figure, tandis que les quatre autres secteurs sont latéraux et situés deux en dessus, deux en dessous du diamètre horizontal. Nous avons donc un grand secteur latéral gauche en haut, un petit secteur latéral gauche en bas, un grand secteur latéral droit en haut et un petit secteur droit en bas. Cela fait, nous allons décrire successivement les divers cloisonnements qui se forment dans chaque région.

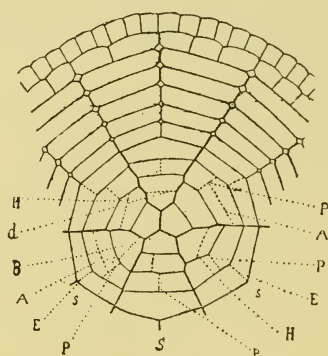


Fig. 3. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Troisième phase.

E. Cloison radiale de l'endoderme. — *d*. Troisième cloison séparant la région moyenne et la région interne dans le petit secteur supérieur. — P. Cloison radiale de la région externe. — A. Cloison tangentielle dédoublant une cellule de la région externe en une portion criblée et une portion péryclicque. — H. Cloison longitudinale très oblique dédoublant incomplètement la région moyenne du secteur en une portion criblée et une portion interne.

Région externe. — Cette région se subdivise par une cloison longitudinale radiale (P, fig. 3) dans chaque secteur. Dans les secteurs médians, cette cloison coïncide avec le diamètre vertical; dans les secteurs latéraux, cette cloison est plus rapprochée du diamètre vertical que du diamètre horizontal, par conséquent elle divise la région externe de chacun de ces secteurs en deux cellules inégales; la plus grande de ces deux cellules se divisera, plus tard, par une seconde cloison radiale, dans le grand secteur gauche et dans le petit secteur droit, tandis que, dans le grand secteur droit et dans son opposé le petit secteur gauche, cette grande cellule se dédouble

Région moyenne. — Dans chaque secteur médian, la région moyenne se subdivise par une première cloison radiale (B, fig. 4) en deux cellules inégales, puis une seconde cloison radiale B' divise la grande cellule de façon à donner en définitive trois cellules placées côte à côte et dont la médiane est un peu plus petite que les deux autres. Dans le grand secteur gauche, une cloison longitudinale très oblique (H, fig. 3) dédouble incomplètement cette région en une portion externe petite et une portion interne plus grande. La portion externe se divise par une cloison radiale (b', fig. 4) en deux cellules qui se différencieront en deux tubes criblés (h, h', fig. 6). La portion interne se divise par une cloison radiale (b'', fig. 4), puis par une seconde cloison radiale, de façon à donner trois cellules de taille peu différente. Les mêmes cloisonnements s'accomplissent dans le secteur opposé, le petit secteur droit.

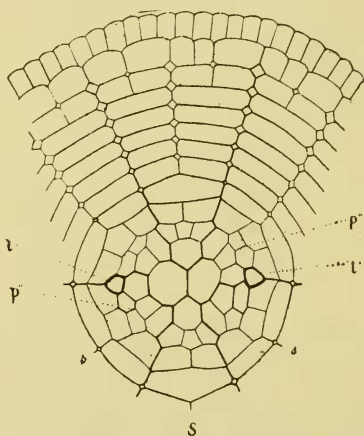


Fig. 5. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Cinquième phase.

t, Premier tube criblé dans sa phase de différenciation maximum. —
p''. Seconde cloison radiale de la portion criblée externe donnant
deux tubes criblés t', t''.

Dans le grand secteur droit, il se fait une première cloison radiale (B, fig. 4), puis plus tard une seconde cloison radiale (B', fig. 4), ce qui donne aussi trois cellules, et il en est de même dans le petit secteur gauche qui lui est opposé.

Région interne. — Cette région, représentée seulement dans les trois grands secteurs et dans le petit secteur supérieur, ne présente aucun cloi-

sonnement. Elle demeure formée par quatre cellules qui se différencieront en autant de vaisseaux.

Différenciation de l'appareil conducteur. — Au point de vue de l'appareil conducteur, la région externe ne donne donc que des tubes criblés; la région moyenne fournit des tubes criblés et des vaisseaux, la région interne ne produit que des vaisseaux.

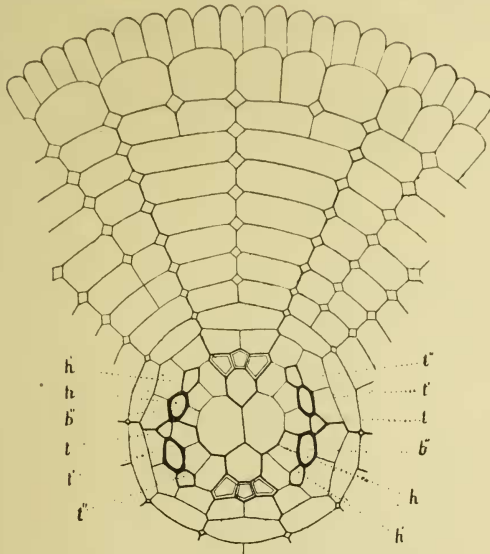


Fig. 6. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Sixième phase.

- t.* Premier tube criblé en voie de régression. — *t'*. Second tube de la région externe dans sa phase de différenciation maximum. — *t''*. Troisième tube criblé de la région externe qui commence à se différencier. — *h.* Tube criblé de la portion externe de la région moyenne dans sa phase de différenciation maximum. — *h'*. Second tube criblé de la portion externe de la région moyenne qui commence à se différencier. — *b''*. Seconde cloison radiale de la portion interne de la région moyenne.

Lors de sa formation, le premier tube criblé gauche *t*, appartenant au petit secteur gauche, est situé au-dessous du diamètre horizontal, tandis que le premier tube criblé droit appartenant au grand secteur droit est situé au-dessus de ce même diamètre. Mais cette disposition inverse originelle tend à disparaître à mesure que se produit le développement de la racine. Chaque premier tube criblé se différencie rapidement, sa paroi trans-

versale prend les ponctuations caractéristiques, tandis que sa paroi longitudinale s'épaissit beaucoup. Quand ce tube criblé a atteint sa phase de différenciation maximum (*t*, fig. 5), il présente en coupe transversale une forme pentagonale irrégulière; ses deux faces radiales sont plus petites que sa face interne et que ses deux faces externes. Par son angle externe, il s'est insinué entre les deux cellules péricycliques qui lui sont superposées et est arrivé à se placer vis-à-vis de leur intersection. Il en résulte que chaque premier tube criblé situé maintenant sur le diamètre horizontal a pris, par rapport à l'autre, une position symétrique.

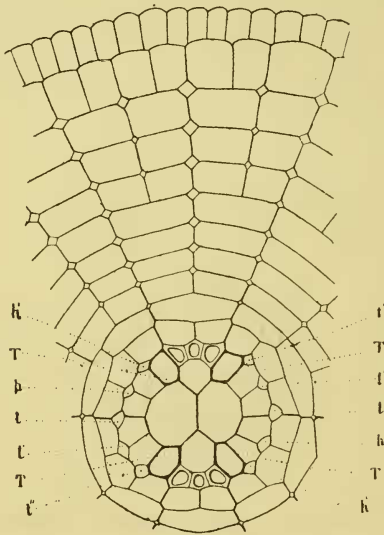


Fig. 7. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Septième phase.

t, t', t'', h, h'. Tubes criblés en voie de régression. — *T*. Tube criblé né de la portion non dédoublée de la région moyenne, dans sa phase de différenciation maximum.

A ce moment, le second tube criblé *t'*, provenant du dédoublement de la cellule sœur du premier, commence à se différencier (*t'*, fig. 6). En même temps que lui se différencie pareillement le second tube criblé (*h*, fig. 6), qui a une origine fort différente, puisqu'il provient du dédoublement partiel de la région moyenne du secteur voisin. Chacun de ces seconds tubes criblés (*t'*, *h*) subit peu à peu les modifications caractéristiques, et quand il a atteint sa phase de différenciation maximum, ses caractères spécifiques sont encore plus marqués que ceux du premier. Sa taille est plus

grande, sa paroi plus épaisse, sa forme hexagonale irrégulière est élargie suivant la tangente.

Pendant que le développement se poursuit ainsi, les deux cellules péricycliques superposées aux tubes criblés externes t, t' s'accroissent suivant le rayon et acquièrent la même épaisseur que les cellules péricycliques non dédoublées du secteur latéral voisin, de façon à former avec elles une assise extérieure qui paraît homogène et avoir partout la même valeur. D'autre part, les tubes criblés h, h' , qui sont en dedans de cette assise, se trouvent maintenant sur le même cercle que les premiers tubes criblés t, t' , bien qu'ils appartiennent à une région différente.

Le premier tube criblé t perd peu à peu ses caractères particuliers, sa paroi s'amincit, son diamètre décroît, et quand les troisièmes tubes criblés t'', h' présentent leur phase de différenciation maximum, ce premier tube a perdu tous ses caractères. Puis les seconds tubes criblés t', h entrent à leur tour en voie de régression et perdent leurs caractères particuliers en se rétrécissant.

Enfin les troisièmes tubes criblés t'', h' subissent aussi la même régression, tandis qu'ils sont suppléés par les quatrièmes tubes criblés (T, fig. 7) formés aux dépens de la cellule qui correspond à toute l'épaisseur de la région moyenne. Ces derniers tubes criblés T sont comparables entre eux; ils sont tous les quatre produits aux dépens de la région moyenne, et toute son épaisseur est employée à les former.

A cette phase du développement de la racine, les trois tubes criblés t, t', t'' (fig. 8) de la région externe et les deux tubes criblés h, h' de la région moyenne ne se montrent plus que comme des tubes étroits à paroi mince, de forme irrégulièrement arrondie, insérés d'une part entre deux cellules péricycliques superposées, d'autre part entre les cellules de la région moyenne. Au lieu de se toucher les uns les autres en un arc continu, comme au début, ils sont complètement séparés l'un de l'autre par les cellules péricycliques et par les cellules sous-jacentes. Ces cellules, sans paraître exercer sur eux une pression déformante, prennent peu à peu la place qu'ils occupaient auparavant.

La résorption de ces tubes criblés se poursuit; leur membrane même, complètement digérée, disparaît, et, si l'on examine une racine au niveau où les vaisseaux sont bien différenciés, on ne peut soupçonner l'existence de ces premiers tubes criblés, car il n'en reste plus aucune trace (fig. 8).

C'est là un exemple des plus frappants pour constater à la fois le grand développement que peuvent prendre les tubes criblés, la courte durée de leur période active et leur complète disparition après cette période.

Dans chaque secteur médian, la différenciation s'accomplit de la même manière. Les trois cellules de la région moyenne se différencient en autant de vaisseaux, la cellule médiane v (fig. 8) se différenciant avant les deux autres v', v'' et demeurant un peu plus étroite. Ensuite, la cellule de la ré-

gion interne devient à son tour un vaisseau (V fig. 8) plus gros que les précédents.

Enfin, plus tard encore, les deux cellules internes appartenant, l'une au grand secteur droit, l'autre au grand secteur gauche, se transforment en deux vaisseaux de grande taille *o*, *o'* (fig. 8) qui occupent la partie centrale de la stèle.

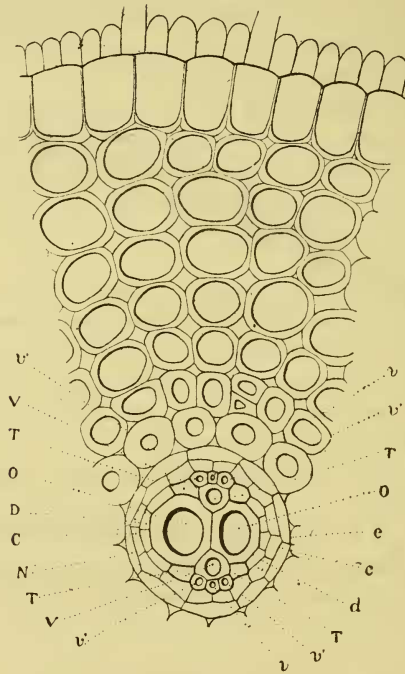


Fig. 8. — Coupe transversale de la Racine (*M. Drummondii*).
Huitième phase.

- T. Tube criblé persistant. — *v*. Vaisseau médian de la région moyenne. — *v'*. Second vaisseau de la région moyenne. — *V*. Vaisseau de la région interne appartenant comme les précédents au secteur médian. — *O*. Vaisseau de la région interne, différencié en dernier lieu, appartenant au grand secteur latéral. — *e*. Cloison séparant l'endoderme *N* de la stèle. — *c*. Cloison séparant le péricycle *C* de la région moyenne *D*. — *d*. Cloison séparant la région moyenne *D* de la région interne *V*, *O*.

Chaque secteur médian forme donc un *faisceau ligneux*. Ces deux faisceaux sont semblables, bien que fournis par deux secteurs de taille différente. Toutefois la séparation qui existait à l'origine entre ces deux sec-

teurs persiste: ils ne se réunissent pas au centre et ils demeurent toujours séparés l'un de l'autre par les deux cellules internes des deux grands secteurs latéraux. Ces deux cellules *o*, *o* sont devenues très grandes et, en se développant, elles ont pris une position symétrique de part et d'autre du diamètre vertical. Le centre de la stèle est maintenant au milieu de leur paroi mitoyenne, tandis qu'il était situé, au début, à son extrémité au point où elle se rencontre avec le secteur inférieur.

Nous avons décrit une racine présentant le type moyen. On peut rencontrer quelques variations tenant soit au nombre des tubes criblés, soit au nombre des vaisseaux. Par exemple, on trouve parfois trois tubes criblés au lieu de deux nés aux dépens du dédoublement de la région moyenne. De même on peut trouver un plus grand nombre de vaisseaux résultant du dédoublement des cellules des secteurs médians. Mais ces variations ne modifient pas le mode de formation général que nous venons de décrire.

Si nous résumons cette longue description, nous dirons que la stèle de la Marsilie se subdivise en trois régions donnant: l'externe, le péricycle et les premiers tubes criblés; la moyenne, des tubes criblés et des vaisseaux; l'interne, des vaisseaux seulement.

Nous pouvons dire aussi que cette stèle se subdivise primitivement en six secteurs: deux petits secteurs latéraux ne donnant que des tubes criblés, deux grands secteurs latéraux donnant des tubes criblés et un grand vaisseau central, et deux secteurs médians (un petit et un grand) ne donnant que des vaisseaux.

L'étude que nous venons de faire concerne une racine née directement de la tige; nous allons à présent comparer la structure d'une radicelle issue de cette racine et présentant un diamètre beaucoup plus faible.

DE LA RADICELLE.

En suivant le développement de cette radicelle, nous constatons que les trois segments issus de la cellule initiale se partagent encore par une cloison longitudinale, mais, à l'exception d'une seule, chaque cloison est dirigée suivant le rayon, de telle sorte que, des six secteurs ainsi produits, cinq sont semblables en coupe transversale, tandis que le sixième (S, fig. 9), de plus grande taille, parvient seul au centre de la stèle. Ce sixième secteur a la forme d'un des grands secteurs de la racine précédente ou d'une racine de Fougère, et, comme il se comporte, dans la suite, de la même manière que le grand secteur médian de l'exemple ci-dessus, on peut dès maintenant les comparer l'un à l'autre et orienter les coupes ou les figures qui les représentent de façon qu'il occupe la même situation que précédemment. Les cinq autres secteurs semblables ressemblent, de leur côté,

à ceux que nous avons récemment décrits dans la racine de l'Azolla⁽¹⁾, où les six secteurs ont même forme et même taille.

Dans chaque secteur, une cloison tangentielle (*c*, fig. 10) détache une région externe, puis une seconde cloison tangentielle *d*, en dedans de la précédente, donne une région moyenne et une région interne; mais cette cloison ne se forme que dans le grand secteur; les cinq autres demeurent partagés seulement en une région externe et une région moyenne, comme cela a lieu dans les six secteurs de l'Azolla.

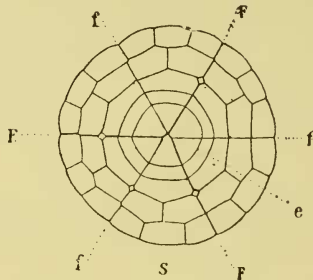


Fig. 9. — Coupe transversale de la Radicelle (*M. Drummondii*).
Première phase.

F. Cloison primitive. — *f*. Seconde cloison séparant chaque segment primitif en deux secteurs. — S. Secteur plus grand que tous les autres.
— *e*. Cloison tangentielle séparant l'écorce de la stèle.

Dans le secteur gauche supérieur, la région externe se divise, par une cloison longitudinale radiale (*P*, fig. 10), en deux cellules de même taille; le même cloisonnement se fait dans la même région du secteur droit opposé au précédent. Des deux cellules externes ainsi produites, celle qui est contiguë au diamètre horizontal se différencie directement en un tube criblé qui acquiert rapidement sa différenciation maximum (*t*, fig. 11).

Dans le secteur supérieur, une cloison longitudinale oblique (*b*, fig. 10) partage la région moyenne en deux cellules inégales destinées à se différencier l'une et l'autre en vaisseaux *v*, *v'*; les deux autres secteurs latéraux ne présentent aucun cloisonnement. Ces cinq secteurs se comportent donc respectivement comme les cinq secteurs correspondants de la racine de l'Azolla, et, fait digne de remarque, les tubes criblés prennent naissance, dans les deux cas, de manière identique.

⁽¹⁾ Gustave CHAUVEAUD, Sur la structure de la racine de l'Azolla. *Bulletin du Muséum d'hist. nat.*, 1901, p. 366.

La région moyenne du grand secteur se divise, par deux cloisons radiales successives (B, B', fig. 10), en trois cellules qui deviennent autant de vaisseaux (*v, v', v'*, fig. 12) dont le médian *v*, différencié le premier, est

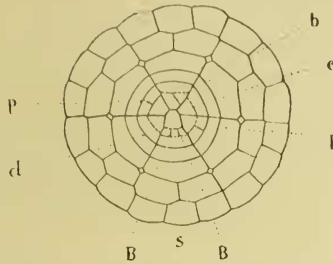


Fig. 10. — Coupe transversale de la Radicelle (*M. Drummondii*).
Deuxième phase.

- c. Cloison tangentielle séparant la région externe de la stèle. — d. Seconde cloison tangentielle de la stèle séparant la région moyenne de la région interne. — P. Cloison radiale de la région externe donnant un tube criblé et une cellule péricyclique. — b. Cloison longitudinale oblique de la région moyenne donnant deux vaisseaux *v, v'*. — B, B. Cloisons radiales de la région moyenne donnant trois vaisseaux *v, v', v'*.

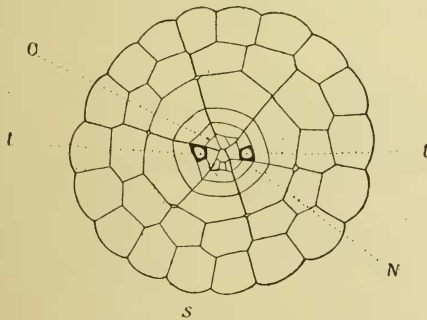


Fig. 11. — Coupe transversale de la Radicelle (*M. Drummondii*).
Troisième phase.

- t. Tube criblé dans sa phase de différenciation maximum.
N. Endoderme. — C. Péricycle.

d'ordinaire le plus petit. La région interne ne se cloisonne pas; elle reste formée d'une seule cellule qui devient un vaisseau V plus grand que les autres et occupe le centre de la stèle. Ce grand secteur est semblable au grand secteur inférieur de la racine précédente.

D'après cela, les radicelles de la Marsilie présentent donc une structure différente de la structure de la racine principale. C'est là un fait absolument nouveau. En effet, quand on compare la racine principale à ses dernières ramifications, chez les autres plantes, y compris les Fougères, on constate des modifications nombreuses portant, en particulier, sur le nombre des différents éléments conducteurs ou conjonctifs; mais on n'a jamais constaté, à ma connaissance, une variation aussi profonde touchant le mode de formation de ces éléments.

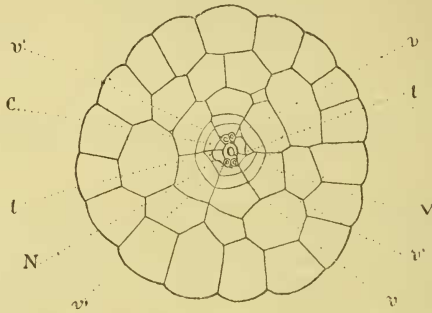


Fig. 12. — Coupe transversale de la Radicelle (*M. Drummondii*).
Quatrième phase.

v. Premier vaisseau de la région moyenne.

v'. Second vaisseau de la région moyenne. — V. Vaisseau de la région interne.

Dans certaines radicelles plus grosses que les autres, le petit secteur médian présente quelquefois trois vaisseaux et montre une tendance à ressembler au grand secteur opposé.

La radicelle de Marsilie possède des caractères communs à ceux de la racine des Fougères et à ceux de la racine de l'*Azolla*. Par suite de la disposition géométrique que présente la structure de ces différentes racines, on peut exprimer, avec une précision mathématique rarement réalisée chez les êtres vivants, les degrés de cette ressemblance en disant que la radicelle de la Marsilie a une stèle formée de cinq secteurs d'*Azolla* et d'un secteur de Fougère.

Nous pouvons résumer les résultats du présent travail dans les conclusions suivantes :

CONCLUSIONS.

Dans la Marsilie, la *racine* et sa *radicelle* offrent chacune un type de structure particulier.

Dans la *racine*, les premiers tubes criblés naissent, comme chez les Fougères, du dédoublement de la région externe qui forme, en dehors

d'eux, un péricycle continu. Ils disparaissent, complètement résorbés après leur phase de différenciation maximum, ainsi que les autres tubes criblés nés du dédoublement de la région moyenne. Ces tubes criblés transitoires sont suppléés par quatre tubes criblés persistants, formés aux dépens de la région moyenne non dédoublee.

Dans la *radicelle*, les tubes criblés, au nombre de deux seulement, se forment, comme dans la racine de l'*Azolla*, aux dépens de la région externe non dédoublee. Par conséquent, le péricycle formé par cette région se trouve interrompu comme tel en face de ces tubes criblés.

La *radicelle* de la Marsilie est composée d'un grand secteur de l'ongère et de cinq secteurs d'*Azolla*.

DE LA RÉPARTITION DES ÉPAISSISSEMENTS EXTRACELLULAIRES
DANS LES LACUNES CORTICALES DE LA RACINE DES PRÊLES (*EQUISETUM*),

PAR G. CHAUVEAUD.

En étudiant le mode de formation de la stèle chez les Prêles⁽¹⁾, j'ai eu l'occasion de constater la présence d'épaississements particuliers formés tardivement en dehors de la paroi des cellules corticales et faisant saillie à l'intérieur des lacunes qui se produisent entre ces cellules.

Ces épaississements ont été signalés déjà par M. Vidal⁽²⁾. Cet auteur a déterminé leur nature à l'aide de nombreuses réactions, qui l'ont conduit à les rapprocher des composés pectiques étudiés auparavant par M. Mangin.

Mais en ce qui concerne la répartition de ces productions dans l'écorce de la racine, mes constatations complètent la description donnée par M. Vidal; c'est pourquoi je crois utile de les faire connaître.

Rappelons tout d'abord que l'assise interne de l'écorce méritant seule le nom d'endoderme, l'assise pourvue des cadres épaissis (qui caractérisent l'endoderme de la plupart des autres plantes) doit être appelée chez les Prêles assise sus-endodermique.

D'après M. Vidal, les lacunes existant en dehors de cette assise ont une hauteur égale à celle des cellules de l'assise qui lui est superposée ou seconde assise sus-endodermique et les épaississements en forme de bâtonnets seraient localisés sur la portion de membrane sus-endodermique qui limite ces lacunes.

(1) Gustave CHAUVEAUD, Recherches sur le développement de l'appareil conducteur dans la racine des Prêles. *Bull. Soc. Philomatique*. (1901-1902, n° 1.)

(2) Louis VIDAL, Sur la présence des substances pectiques dans la membrane des cellules endodermiques de la racine des *Equisetum*. *Journal de Bot.*, 1896, n° 14.